

ÉLICITATION ET RÉSISTANCE INDUITE

par Maud BRUNETEAU* et Pierre RICCI**

RÉSUMÉ. — Au cours des interactions plantes-parasites, des molécules appelées éliciteurs et provenant de l'un ou de l'autre partenaire interviennent comme signaux pour déclencher chez le végétal des mécanismes actifs de défense. L'effet caractéristique de ces éliciteurs est d'induire une protection de la plante à l'égard d'infections ultérieures. Selon les cas, cette protection est localisée aux tissus directement traités ou s'étend de manière systémique à l'ensemble de l'organisme.

SUMMARY. — Elicitors are signal-molecules which are produced during the interactions plant-parasite by either of the partners. They trigger off self-defense mechanisms of the vegetal and induce a protective effect against further infections. This effect is either located in the tissues directly implicated or spreads the whole organism in a systemic way.

MOTS CLÉS : interactions, éliciteurs, signaux, protection, systémique.

INTRODUCTION

Les plantes subissent au cours de leur vie toutes sortes d'agressions dont celles de nombreux parasites qui provoquent chez le végétal des états pathologiques plus ou moins graves.

Le devenir de l'interaction entre plante et parasite se décide dans les premières heures qui suivent la phase de pénétration et au cours desquelles se manifestent localement d'importantes modifications biochimiques et histologiques. Ces modifications peuvent aboutir à créer un état de résistance locale ou s'étendant de manière systémique (DE WIT, 1985). Ces deux composantes peuvent d'ailleurs être simultanément présentes dans la réponse de la plante.

On admet actuellement que les réactions de défense des plantes sont induites par la reconnaissance du « non soi » qui peut avoir lieu soit au cours

* Laboratoire de Biochimie Microbienne, Université Claude Bernard, Lyon I, CNRS UA 1176, 43 Bd du 11 Novembre 1918, F-69622 Villeurbanne Cedex.

** I.N.R.A, Villa Thuret, BP. 2078, F-06606 Antibes Cedex.

de l'infection (KUC, 1982 a, b, c), ou être provoquée artificiellement par un prétraitement de la plante avec des composés appelés **éliciteurs**.

Pendant longtemps les phénomènes de la résistance induite chez les végétaux ont surtout été envisagés sous leur aspect défense. Ce n'est que depuis quelques années seulement qu'a été entrepris l'isolement à partir d'agents pathogènes de substances responsables du déclenchement chez la plante d'un état de résistance induite ou de phénomènes corrélatifs de cette résistance.

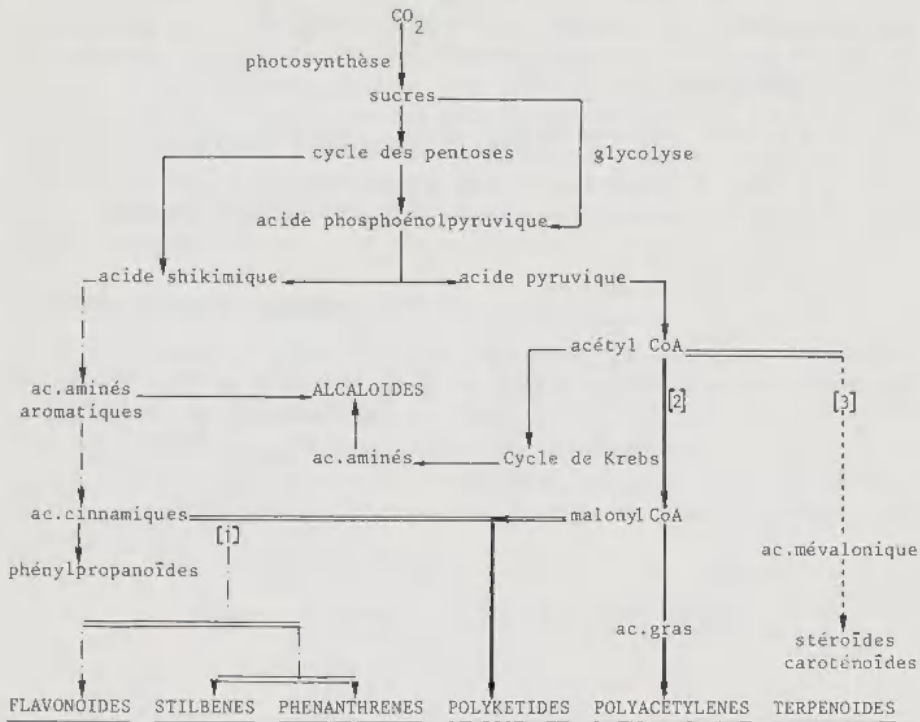
Nous proposons dans le présent article de décrire la nature des effecteurs de la résistance induite et des inducteurs de résistance connus actuellement. Nous rapporterons aussi les résultats de nombreux travaux qui permettent d'avoir une approche du niveau et du mode d'action primaire de ces éliciteurs et de leur attribuer un rôle éventuel dans les interactions hôte-parasite.

LES EFFECTEURS DE LA RÉSISTANCE INDUITE

Une plante réagit activement aux tentatives d'infection par un ensemble de mécanismes qui aboutissent à la résistance induite. Les premières manifestations de cette fonction de défense générale de la plante consistent le plus souvent en une synthèse d'éthylène (ESQUERRE-TUGAYE & al., 1980; TOPPAN & ESQUERRE-TUGAYE, 1984), en une synthèse d'enzymes lytiques susceptibles de lyser les parois fongiques, chitinase, β (1,3) glucanase (HAMMERSCHMIDT & KUC, 1982; ROBY & al., 1987; KUROSAKI & al., 1987a), en une synthèse d'inhibiteurs protéasiques. Cette activité métabolique s'accompagne souvent également d'une synthèse et d'une accumulation localisée de métabolites secondaires, phénolamides et phytoalexines (STOESSL, 1965, 1967; PONCHET & al., 1982, 1984; MANSFIELD, 1982; BOUILLANT & al., 1983), d'une modification locale de la composition des parois végétales avec accumulation de callose, cellulose, lignine, cutine (HACHLER & HOHL, 1982), de glycoprotéines riches en hydroxyproline (ESQUERRE-TUGAYE & LAMPORT, 1979; ESQUERRE-TUGAYE & al., 1979).

Ces effecteurs de résistance s'opposent à la progression des microorganismes pathogènes. Parmi ces mécanismes, les plus étudiés sont la synthèse et l'accumulation des phytoalexines; PAXTON (1981) définit les phytoalexines comme étant des composés antimicrobiens de faible masse moléculaire synthétisés et accumulés dans les plantes après exposition à des microorganismes. Ce sont des produits issus du métabolisme secondaire des végétaux, très divers selon les espèces dans leur nature et leur voie de biosynthèse (Fig. 1).

Les phytoalexines ne sont pas seulement des agents antimicrobiens, elles sont également phytotoxiques pour la plante qui les produit (SMITH, 1982; ZERINGUE, 1987); AMIN & al. (1987) ont démontré que l'effet phytotoxique de la 6-méthoxy-melléine, phytoalexine accumulée chez la carotte, se traduit par une inhibition de la phosphorylation des protéines solubles par inactivation du système calmoduline-calcium.



Exemples :

glycéolline I (soja) resvératrol (arachide, vigne) orchinol (orchis) 6-méthoxymelléine (carotte) safynol (carthame) capsidiol (piment)

Figure 1 — Nature chimique et voies de biosynthèse des phytoalexines (d'après RICCI, 1986).

Figure 1 — Chemical nature and biosynthesis pathways of phytoalexines (from RICCI, 1986).

LES INDUCTEURS DE RÉSISTANCE. DÉFINITION ET NATURE CHIMIQUE

L'implication de la synthèse et de l'accumulation des phytoalexines dans la résistance a été démontrée dans de nombreuses interactions (MANSFIELD, 1982; FABRE & al., 1986) et les phytoalexines sont des marqueurs métaboliques très souvent utilisés pour définir si une substance est biologiquement active dans le processus de l'élicitation.

Ainsi à l'origine KEEN & al. (1972) ont introduit le terme d'éliciteur pour désigner les substances capables de déclencher la production de phytoalexines dans une plante, en l'absence de l'organisme pathogène vivant. Toutefois comme le note STOESSL (1982), les phytoalexines ne sont aucunement les agents

<u>NATURE DE L'ÉLICITEUR</u>	<u>ORIGINE</u>	<u>PLANTE CIBLE</u>	<u>INDUCTION DE</u>	<u>REFERENCES</u>
<u>ÉLICITEURS POLYSACCHARIDIQUES</u>				
β(1→3)(1→6)-D-GLUCANES	PHYTOPHTHORA MEGASPERMA	SOJA	GLYCEOLLINE	SHARP # al. (1984a)
	SACCHAROMYCES CEREVISIAE	SOJA	GLYCEOLLINE	RAH & ALBERSHEIM (1978)
	RHIZOBIUM JAPONICUM	HARICOT	PHASEOLLINE	DUDMAN (1980)
β(1→3) ET β(1→4)-D-GLUCANES	COLLETOTRICHUM	HARICOT	PHASEOLLINE	ANDERSON (1978)
	LINDEMUTHIANUM			
GLUCOPHARRANE	PHYTOPHTHORA MEGASPERMA	SOJA	GLYCEOLLINE	KEEN # YOSHIKAWA (1983)
CHITOSANE (POLYGLUCOSAMINE β(1→4))	FUSARIUM SOLANI	POIS	PISATINE	HADWIGER & BECKMAN (1980)
<u>ÉLICITEURS GLYCOPROTEIQUES</u>				
<u>I GLYCOPROTEINES THERMOSTABLES</u>				
CONTENANT				
* MANNOSE ET GLUCOSE	PHYTOPHTHORA MEGASPERMA	SOJA	GLYCEOLLINE	KEEN & LEGRAND (1980)
	PHYTOPHTHORA PARASITICA	OEILLET	DIANTHALEXINE ET DIANTHRAMIDE A	PABRE # al. (1986)
* MANNOSE ET GALACTOSE	COLLETOTRICHUM LAGENARIUM	MELON	ETHYLENE	TOPPAN & ESQUERRE-TUGAYE (1984)
* MANNOSE, GLUCOSE ET GALACTOSE	CLADOSPORIUM FULVUM	TOMATE	RISHITINE	DE WIT & ROSEBOOM (1980) DE WIT & KODDE (1981)
<u>II GLYCOPROTEINES THERMOSENSIBLES</u>				
<u>A ACTIVITE ENZYMATIQUE</u>				
* ENDOPOLYGALACTURONASE	RHIZOPUS STOLONIFER	RICIN	CASBENE	LEE & WEST (1981)
* POLYGALACTURONIQUE LYASE	ERWINIA CAROTOVORA	SOJA	GLYCEOLLINE	DAVIS # al. (1982)

Tableau 1 — Éliciteurs Polysaccharidiques et Glycoprotéiques.
Table I — Polysaccharidic and Glycoproteic Elicitors.

d'un mécanisme de défense unique et même, dans certains cas, elles ne jouent aucun rôle dans la résistance induite (MOLOT & al., 1986) ce qui fait qu'actuellement nous préférons définir un éliciteur comme une substance intervenant dans une interaction hôte-parasite et capable d'induire chez le végétal un état de résistance ou de déclencher des phénomènes corrélatifs de cette résistance (RICCI & BRUNETEAU, 1984; RICCI, 1986).

Les éliciteurs actuellement connus, peuvent être classés en éliciteurs exogènes et en éliciteurs endogènes. Parmi les éliciteurs exogènes, il faut distinguer ceux qui sont d'origine biotique et abiotique.

Éliciteurs exogènes biotiques

Les éliciteurs exogènes biotiques regroupent les composés fongiques et bactériens isolés de la paroi ou du filtrat de culture. Ce sont soit des polysaccharides, soit des glycoprotéines, soit des lipides.

De très nombreux glycanes montrent une activité inductrice de phytoalexine (Tabl. 1). Une seule structure est actuellement connue, il s'agit d'un heptaglycoside isolé de la paroi de *Phytophthora megasperma* (Fig. 2) (SHARP & al., 1984 a, b).



Figure 2 — Structure de l'heptaglycoside fongique isolé de *Phytophthora megasperma*. (d'après SHARP & al., 1984 b).

Figure 2 — Structure of the fungal heptaglycoside from *Phytophthora megasperma*. (from SHARP & al., 1984b).

Des glycopeptides inducteurs de glycéolline, phytoalexine accumulée chez le soja ont également été extraits de la paroi de *Phytophthora megasperma* (KEEN & LEGRAND, 1980). Des glycopeptides isolés de *Cladosporium fulvum* élicitent l'accumulation de rishitine chez la tomate (DE WIT & ROSEBOOM, 1980; DE WIT & KODDE, 1981). Chez le melon, la synthèse d'éthylène est stimulée par des fractions phosphoglycopeptidiques isolées du mycélium de *Colletotrichum lagenarium* (TOPPAN & ESQUERRE-TUGAYE, 1984; ROBY & al., 1985). FABRE & al. (1986) ont isolé de la paroi de *Phytophthora parasitica* des éliciteurs glycopeptidiques qui induisent chez l'aillet une protection vis-à-vis du parasite, corrélée à l'accumulation de dianthalexine et de dianthramide A (Tabl. 1).

Ont également été isolées d'autres glycoprotéines dont le pouvoir éliciteur est lié à une activité enzymatique : activité endopeptidasique (SWINBURNE, 1975), ou encore activité s'exerçant au niveau des composés pectiques (LEE & WEST, 1981; DAVIS & al., 1982, 1984) (Tabl. 1).

Les éliciteurs lipidiques (Tabl. II) ont été surtout isolés du mycélium de *Phytophthora infestans*. Ce sont des fractions lipoconjuguées contenant des acides gras insaturés en C₂₀, l'acide arachidonique et l'acide eicosapentaénoïque (BOSTOCK & KUC, 1980; BOSTOCK & al., 1981; KURANTZ & OSMAN, 1983). Dans la paroi fongique, ces acides pourraient amidifier les groupements aminés des résidus glucosamine (GARAS & KUC, 1981).

NATURE DE L'ÉLICITEUR	ORIGINE	PLANTE CIBLÉ	INDUCTION DE	REFERENCES
<u>ACIDES GRAS INSATURÉS ■ C₂₀</u>				
✕ ACIDE 5,8,11,14,17 CIS-EICOSAPENTAÉNOÏQUE	P	P	P	KURANTZ ■ OSMAN (1983)
✕ ACIDE 5,8,11,14 CIS-EICOSATÉTRAÉNOÏQUE	H Y T O	O M M	Y T O A L E	BOSTOCK ■ KUC (1980)
<u>GLYCOLIPIDES</u>				
$\left[\begin{array}{c} \text{GLCN} \rightarrow \text{GLCN} \rightarrow \text{GLCN} \\ \quad \quad \\ \text{NH} \quad \text{NH} \quad \text{NH} \\ \quad \quad \\ \text{R-CO} \end{array} \right]_x$	P H T H O R A	E E	X I N E S	GARAS & KUC (1981)
R-CO = ACIDES GRAS INSATURÉS EN C ₂₀				
<u>TRIGLYCÉRIDES</u>				
$\begin{array}{c} \text{CH}_2 - \text{CH} - \text{CH}_2 \\ \quad \quad \\ \text{O} \quad \text{O} \quad \text{O} \\ \quad \quad \\ \text{R} - \text{CO} \end{array}$	I N F E S A N	T E R R E	D U J T E R P E N O	KURANTZ & OSMAN (1983)
R-CO = ACIDES GRAS INSATURÉS EN C ₂₀				
<u>PHOSPHOLIPIDES</u>				
■ CERAMIDE AMINOÉTHYL PHOSPHONATE $\text{CH}_3 - (\text{CH}_2)_N - \text{CH} = \text{CH} - \text{CH} - \text{CH} - \begin{array}{c} \text{O} \\ \\ \text{O} - \text{P} \\ \quad \\ \text{OH} \quad \text{NH} \\ \quad \\ \text{R-CO} \end{array} - \text{CH}_2 - \text{CH}_2 - \text{NH}_2$	A N S	E	I D E S	CREAMER ■ BOSTOCK (1986)
R-CO = ACIDE 5,8,11,14 CIS-EICOSATÉTRAÉNOÏQUE				

Tableau II — Éliciteurs Lipidiques
Table II — Lipidic Elicitors.

Récemment des éliciteurs phospholipidiques ont été isolés du mycélium de *Phytophthora infestans* (CREAMER & BOSTOCK, 1986) et de *Phytophthora capsici* (LHOMME & al., 1986).

Ainsi la nature chimique des éliciteurs exogènes biotiques présente une grande diversité.

Dans le cas d'éliciteurs glycoconjugués l'intégrité de la molécule ou une partie seulement est indispensable pour l'expression de son activité élicitrice.

L'activité des fractions glycopeptidiques isolées de *Colletotrichum lagenarium* ou de *Phytophthora megasperma* dépend de la partie polysaccharidique; dans le cas des glycopeptides isolés de *Cladosporium fulvum*, l'activité élicitrice de rishitine chez la tomate dépend de la partie protéique. En ce qui concerne les éliciteurs de dianthalexine et de dianthramide A chez l'œillet, l'intégrité de la molécule glycopeptidique est nécessaire pour l'expression de son activité biologique.

Par ailleurs la structure des composés fongiques, biologiquement actifs, intervenant dans le système *Phytophthora megasperma*-soja, semble avoir une incidence dans la réaction d'élicitation puisque les diverses fractions élictrices diffèrent par leur niveau d'activité (KEEN & al., 1983).

L'incidence de la composition et de la structure des composés fongiques dans le phénomène d'élicitation a également été observée récemment par HAMDAN & DIXON (1987). Ces auteurs ont noté que l'induction de l'activité des enzymes intervenant dans la biosynthèse des phytoalexines dépendait du taux de mannose présent dans les fractions actives isolées du filtrat de culture de *Colletotrichum lindemuthianum*.

Éliciteurs exogènes abiotiques

L'accumulation de phytoalexines a été depuis longtemps observée lorsqu'une plante est soumise à l'action d'un traitement physicochimique (BAILEY, 1982). Cette élicitation dite «abiotique» (YOSHIKAWA, 1978) provoque des dommages cellulaires ou une nécrose consécutive à un effet de blessure ou de cytotoxicité (ISHIGURI & al., 1978). RICCI & ROUSSE (1983) ont démontré que l'induction de phytoalexines par un herbicide sélectif n'a lieu que chez les plantes pour lesquelles ce composé est phytotoxique.

Éliciteurs endogènes

L'existence d'éliciteurs constitutifs (HARGREAVES & BAILEY, 1978) ou endogènes (HAHN & al., 1981) a été démontrée par les travaux de HARGREAVES & BAILEY (1978), de HARGREAVES & SELBY (1978) et de LYON & ALBERSHEIM (1982). Elle a été confirmée par les travaux de DIXON & al. (1983). Ces auteurs ont montré que la plante peut relarguer à partir de ses propres tissus des substances ayant une activité élicitrice sur elle-même. Un éliciteur endogène du soja extrait de la paroi végétale par hydrolyse acide ou hydrolyse enzymatique (DAVIS & al., 1982, 1984) est un polysaccharide pectique, un α -D-dodécagalacturonide (NOTHNAGEL & al., 1983).

MODE ET NIVEAU D'ACTION DES INDUCTEURS DE RÉSISTANCE

Le mode et le niveau d'action des éliciteurs chez le végétal sont assez mal définis actuellement.

Certains éliciteurs exogènes peuvent avoir un effet cytotoxique qui aboutit à la libération d'un médiateur d'origine végétale, l'éliciteur endogène (Fig. 3). Il paraît très vraisemblable que les mécanismes de défense des plantes puissent s'orienter sous la dépendance de fragments polysaccharidiques de leur propre paroi cellulaire, fragments qui se comportent comme des substances de régulation. ALBERSHEIM & DARVILL (1985) les appellent les **oligosaccharines**.

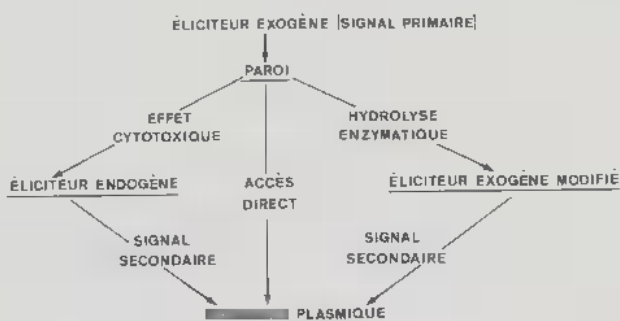


Figure 3 — Voies d'accès de l'éliciteur exogène de la paroi à la membrane de la cellule végétale.

Figure 3 — Access ways of the exogenous elicitor from the cell wall to the membrane of the plant cell.

La découverte d'éliciteurs endogènes dans des tissus nécrosés a conduit BAILEY (1982) à proposer l'hypothèse selon laquelle l'élicitation passerait obligatoirement par une nécrose cellulaire. Récemment BONNET & al. (1985, 1986) ont isolé du milieu de culture de diverses espèces de *Phytophthora* incompatibles pour le tabac des inducteurs de nécrose foliaire, qui élicitent en même temps une protection de cette plante vis-à-vis de son parasite, *Phytophthora nicotianae*. Il n'est pas certain que cette situation soit générale.

La cible finale de l'éliciteur, éventuellement *via* certains médiateurs, est le génôme. L'élicitation a pour effet d'activer les gènes codant pour les enzymes de la voie de biosynthèse des phytoalexines (LAWTON & al., 1983 a, b).

Le chitosane, éliciteur chez le pois confronté à *Fusarium solani*, accéderait au noyau de la cellule-hôte et HADWIGER & BECKMAN (1980) supposent qu'il interférerait directement avec le matériel génétique. Mais les cibles primaires de l'éliciteur peuvent être aussi des récepteurs portés par la membrane plasmique de la cellule végétale.

L'existence de récepteurs membranaires n'a été que partiellement démontrée par YOSHIKAWA & al. (1983) puis récemment par SCHMIDT & EBEL (1987).

La transmission du message à travers la membrane pourrait alors résulter d'une interaction avec un effecteur membranaire, ce qui suppose l'existence de

messagers secondaires. Il est postulé à l'heure actuelle que ces messagers pourraient être l'éthylène et le calcium.

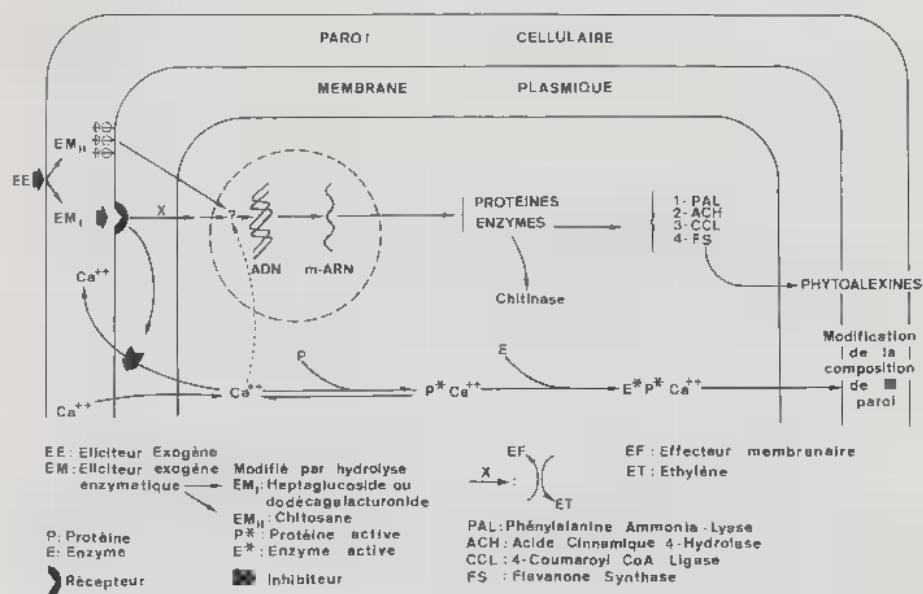


Figure 4 — Mode d'action primaire des éliciteurs (d'après KÖHLE & al., 1985).

Figure 4 — Mode of action of the elicitors (from KÖHLE & al., 1985).

De nombreux travaux de l'équipe d'ESQUERRE-TUGAYE (TOPPAN & al., 1982; TOPPAN & ESQUERRE-TUGAYE, 1984; ROBY & al., 1985) ont montré qu'un effet primaire des éliciteurs est de stimuler chez la plante la production d'éthylène, considéré comme un signal dans la synthèse protéique.

STAB & EBEL (1987) ont montré pour leur part que la réponse à l'éliciteur était calcium dépendante. Ce dernier peut alors jouer un rôle de messager secondaire activant des systèmes enzymatiques impliqués dans la biosynthèse des métabolites secondaires (ZOOK & al., 1987).

Selon les travaux de KUROSAKI & al. (1987 b) le calcium interviendrait dans la synthèse de la 6-méthoxy-melléine, phytoalexine induite dans les cellules de carotte, corrélativement avec l'AMP-cyclique. En revanche, chez le soja, HAHN & GRISEBACH (1983) n'observent aucune corrélation entre l'élicitation de glycécolline et le taux d'AMP-cyclique.

On peut aussi supposer une intervention de la calmoduline chez l'œillet; la chlorpromazine, un inhibiteur de la calmoduline, bloque l'élicitation des phytoalexines par les glycopeptides de *Phytophthora parasitica* (FERRARIS, 1987).

RÔLE ÉVENTUEL DES ÉLICITEURS DANS L'INTERACTION HÔTE-PARASITE

Il est bien acquis aujourd'hui que des substances isolées de champignons ou bactéries pathogènes induisent chez les plantes des mécanismes de défense et, qu'apportées antérieurement à une inoculation, elles puissent assurer une protection. En revanche, il n'a pas été démontré en général que ces éliciteurs interviennent effectivement au cours des interactions plantes-parasites, mais c'est là une hypothèse raisonnable.

Dans une telle interaction, éliciteurs microbiens libérés par les enzymes de la plante (KEEN & YOSHIKAWA, 1983; WOODWARD & al., 1980; HADWIGER & al., 1981; GALLIARD, 1978) et éliciteurs endogènes libérés par les enzymes du parasite (DAVIS & al., 1982, 1984) ou par suite de l'action nécrotique de ses phytotoxines pourraient concourir de manière additive voire synergique (DAVIS & al., 1986) à induire la mise en place de mécanismes multiples contribuant à créer dans les tissus du végétal un état de résistance à l'infection (Fig. 5). La résistance effective dépendrait d'une part de la rapidité d'installation du parasite, d'autre part d'une régulation des modalités de réponse de la plante à l'éliciteur.

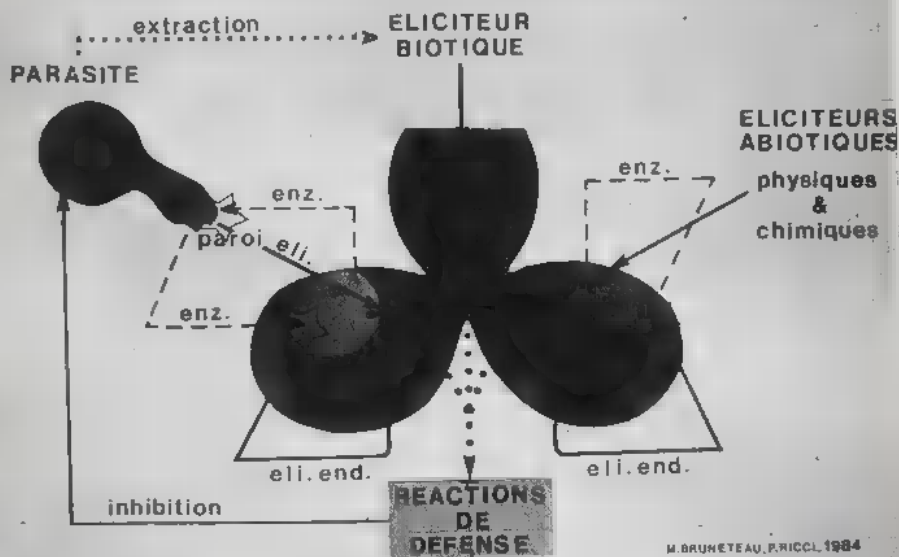


Figure 5 — Rôle des éliciteurs dans l'interaction hôte-parasite (d'après RICCI & BRUNETEAU, 1984).

Figure 5 — Role of the elicitors in host-parasite interaction (from RICCI & BRUNETEAU, 1984).

Ainsi, la capacité des isolats de *Phytophthora parasitica* à infecter l'œillet dépend essentiellement de leur aptitude à coloniser les tissus avant l'apparition des phytoalexines (RICCI, 1986). Pour éviter la résistance qu'ils induisent chez la plante, d'autres parasites en réduisent les effets, par exemple en détoxifiant les phytoalexines (VAN ET TEN, 1982), ou dépriment la capacité de réaction du végétal par émission d'une pathotoxine.

Il a aussi été proposé que les éliciteurs pourraient être directement des supports de la spécificité parasitaire. L'interaction compatible correspondrait à la non-reconnaissance de «l'éliciteur spécifique» par la plante sensible (KEEN, 1982). Dans les feuilles de tomates infectées par *Cladosporium fulvum* on trouve des protéines qui portent la spécificité parasitaire du champignon : elles n'induisent de nécrose que chez les variétés de tomate incompatibles avec la race de *C. fulvum* utilisée; ces protéines peuvent être considérées comme des éliciteurs de nécrose spécifiques (DE WIT & al., 1984, 1985).

Une situation comparable pourrait exister, au niveau de la spécificité d'hôte cette fois, dans les interactions tabac-*Phytophthora* : *P. nicotianae* est la seule espèce à n'induire ni nécrose foliaire ni protection chez cette plante (BONNET, 1985).

De ce point de vue cependant, la plupart des éliciteurs actuellement isolés doivent être considérés comme aspécifiques (DARVILL & ALBERSHEIM, 1984). Ce qui n'empêche pas qu'ils soient reconnus par la plante avec une grande spécificité chimique : dans le cas de l'heptaglucoside de *Phytophthora megasperma* (Fig. 2), la position des deux ramifications (1,3) conditionne l'activité élicitrice chez le soja (SHARP & al., 1984 c).

CONCLUSION

La caractérisation de molécules naturelles capables d'induire chez les plantes un état de résistance ouvre des perspectives passionnantes pour la compréhension du parasitisme comme pour la lutte phytosanitaire.

L'utilisation directe des éliciteurs comme agents de traitement préventif des cultures ■ évidemment été tentée. Elle se heurte cependant à des difficultés pratiques : complexité, diversité et dégradabilité des motifs actifs, difficulté de pénétration, caractère généralement local, temporaire et partiel de la protection obtenue. Elle n'est peut-être pas sans inconvénient non plus si on songe aux possibles effets physiologiques non intentionnels des éliciteurs ou au risque de voir les populations parasitaires s'adapter aux mécanismes de défense de la plante d'autant plus vite que ceux-ci seront exposés en permanence.

Mais les éliciteurs sont aussi des révélateurs de la nature et de l'intensité du potentiel de défense d'un végétal. A ce titre, ils peuvent constituer des outils précieux pour identifier les traitements chimiques et culturaux capables de limiter les risques d'infection parasitaire, ou pour la sélection de nouvelles sources de résistance.

Enfin, c'est sûrement de l'élucidation du mode d'action des divers éliciteurs sur la cellule végétale et sur la plante entière que découleront les progrès les plus significatifs. La connaissance que nous en avons aujourd'hui est encore fragmentaire et imprécise.

Il faut souligner en particulier que la plupart des expériences sont réalisées avec des extraits éliciteurs bruts ou seulement partiellement purifiés. L'isolement et la caractérisation complète des motifs éliciteurs, l'obtention de préparations élicitrices chimiquement définies pour les essais biologiques constituent une étape indispensable que le Biochimiste et le Phytopathologiste doivent franchir de concert.

BIBLIOGRAPHIE

- ALBERSHEIM P. et DARVILL A., 1985 — Les oligosaccharines. *Pour la Science* 97 : 18-26.
- AMIN N., KUROSAKI F. and NISHI A., 1987 — Carrot phytoalexin inhibits Ca^{++} , calmodulin-dependent protein phosphorylation in carrot cells. *Phytochemistry* 26 : 51-53.
- ANDERSON A., 1978 — Isolation from three species of *Colletotrichum* of glucan-containing polysaccharides that elicit browning and phytoalexin production in bean. *Phytopathology* 68 : 189-194.
- BAILEY J.A., 1982 — Physiological and biochemical events associated with the expression of resistance to disease. In : WOOD R.K.S., *Active Defense Mechanisms in Plants*. New York. Plenum Press : 39-65.
- BONNET Ph., 1985 — Réactions différentielles du tabac à 9 espèces de *Phytophthora*. *Agronomie* 5 : 801-808.
- BONNET Ph., POUPET A. et BRUNETEAU M., 1985 — Toxicité vis-à-vis du tabac des fractions purifiées d'un filtrat de culture de *Phytophthora cryptogea* Pethyb. Laff. *Agronomie* 5 : 275-282.
- BONNET Ph., POUPET A., ABAD P., VENARD P. et CARDIN L., 1986 — Induction de nécroses foliaires, de protéines b et de résistance dans les interactions Tabac-*Phytophthora*. *Agronomie* 6 : 829-837.
- BOSTOCK R.M. and KUC J.A., 1980 — A lipophilic fraction from *Phytophthora infestans* elicits the accumulation of sesquiterpenoid stress metabolites in potato tuber. *Phytopathology* 70 : 688.
- BOSTOCK R.M., KUC J.A. and LAINE R.A., 1981 — Eicosapentaenoic and arachidonic acids from *Phytophthora infestans* elicit fungitoxic sesquiterpenes in potato. *Science* 212 : 67-69.
- BOUILLANT M.L., FAVRE-BONVIN J. et RICCI P., 1983 — Dianthalexine, nouvelle phytoalexine de type benzoxazinone isolée de l'œillet *Dianthus caryophyllus* L. (Caryophyllacées). *Tetrahedron Lett.* 24 : 51-52.
- CREAMER J.R. and BOSTOCK R.M., 1986 — Characterization and biological activity of *Phytophthora infestans* phospholipids in the hypersensitive response of potato tuber. *Physiol. & Molec. Pl. Pathol.* 28 : 215-225.
- DARVILL A.G. and ALBERSHEIM P., 1984 — Phytoalexins and their elicitors - A defense against microbial infection in plants. *Annual Rev. Pl. Physiol.* 35 : 243-275.
- DAVIS K.R., LYON G.D., DARVILL A.G. and ALBERSHEIM P., 1982 — A polygalac-

- ruronic acid lyase isolated from *Erwinia carotovora* is an elicitor of phytoalexins in soybeans. *Pl. Physiol. (Lancaster)* 69 : S-142.
- DAVIS K.R., LYON G.D., DARVILL A.G. and ALBERSHEIM P., 1984 – Host-pathogen interactions XXV. Endopolygalacturonic acid lyase from *Erwinia carotovora* elicits phytoalexin accumulation by releasing plant cell wall fragment. *Pl. Physiol. (Lancaster)* 74 : 52-60.
- DAVIS K.R., DARVILL A.G. and ALBERSHEIM P., 1986 – Host-pathogen interactions. XXXI - Several biotic and abiotic elicitors act synergistically in the induction of phytoalexin accumulation in soybean. *Pl. Molec. Biol.* 6 : 23-32.
- DE WIT P.J.G. and ROSEBOOM P.H., 1980 – Isolation, partial characterization and specificity of glycoprotein elicitors from culture filtrates, mycelium and cell walls of *Cladosporium fulvum* (syn. *Fulvia fulva*). *Physiol. Pl. Pathol.* 16 : 391-408.
- DE WIT P.J.G. and KODDE E., 1981 – Further characterization and cultivar - specificity of glycoprotein elicitors from culture filtrates and cell walls of *Cladosporium fulvum* (syn. *Fulvia fulva*). *Physiol. Pl. Pathol.* 18 : 297-314.
- DE WIT P.J.G., HOFMAN A.E. and AARTS M.M.J.G., 1984 – Origin of specific elicitors of chlorosis and necrosis occurring in intercellular fluids of compatible interactions of *Cladosporium fulvum* (syn. *Fulvia fulva*) and tomato. *Physiol. Pl. Pathol.* 24 : 17-23.
- DE WIT P.J.G., 1985 – Induced resistance to fungal and bacterial diseases. In : FRASER R.S.S., *Mechanisms of resistance to plant diseases*. Dordrecht, The Hague, Nijhoff M. : 405-424.
- DE WIT P.J.G., HOFMAN A.E., VELTHUIS G.C.M. and KUC J.A., 1985 – Isolation and characterization of an elicitor of necrosis isolated from intercellular fluids of compatible interactions of *Cladosporium fulvum* (syn. *Fulvia fulva*) and tomato. *Pl. Physiol. (Lancaster)* 77 : 642-647.
- DIXON R.A., DEY P.M., LAWTON M.A. and LAMB C.J., 1983 – Phytoalexin induction in French bean. Intercellular transmission of elicitation in cell suspension culture and hypocotyl sections of *Phaseolus vulgaris*. *Pl. Physiol. (Lancaster)* 71 : 251-256.
- DUDMAN F., 1980 – The extracellular glucans of *Rhizobium japonicum* strain 319 b 71 aC. *Carbohydr. Res.* 84 : 358-364.
- ESQUERRE-TUGAYE M.T. and LAMPORT D.T.A., 1979 – Cell surfaces in plant-microorganisms interactions. I. A structural investigation of cell wall hydroxyproline containing glycoproteins which accumulate in fungus infected plants. *Pl. Physiol. (Lancaster)* 64 : 314-319.
- ESQUERRE-TUGAYE M.T., LAFITTE C., MAZAU D., TOPPAN A. and TOUZE A., 1979 – Cell surfaces in plant-microorganisms interactions. II. Evidence for the accumulation of hydroxyproline-rich glycoproteins in cell wall of diseased plant as a defense mechanism. *Pl. Physiol. (Lancaster)* 64 : 320-326.
- ESQUERRE-TUGAYE M.T., MAZAU D., TOPPAN A. et ROBY D., 1980 – Elicitation via l'éthylène, de glycoprotéines pariétales associées à la défense des plantes. *Ann. Phytopathol.* 12 : 403-411.
- FABRE I., BRUNETEAU M., RICCI P. et MICHEL G., 1986 – Isolement, composition et activité élicitrice chez l'œillet de fractions extraites de la paroi de *Phytophthora parasitica* Dastur. *Agronomie* 6 : 35-45.
- FERRARIS E., 1987 – Elicitation de phytoalexines N-benzoylanthraniliques dans des suspensions cellulaires d'œillet (*Dianthus caryophyllus* L.), traitées par des extraits pariétaux du champignon parasite *Phytophthora parasitica* Dastur. Diplôme de Doctorat. Paris-Sud.
- GALLIARD T., 1978 – Lipolytic and lipoxygenase enzymes in plants and their action in

- wounded tissues. In : KAHL G., *Biochemistry of wounded plant tissues*. New York, Berlin, De Gruyter : 151-201.
- GARAS N.A. and KUC J.A., 1981 — Potato lectin lyses zoospores of *Phytophthora infestans* and precipitates elicitors of terpenoid accumulation produced by the fungus. *Physiol. Pl. Pathol.* 18 : 227-237.
- HACHLER H. and HOHL H.R., 1982 — Histochemistry of papillae in potato tuber tissue infected with *Phytophthora infestans*. *Bot. Helvetica* 92 : 23-31.
- HADWIGER L.A. and BECKMAN J.M., 1980 — Chitosan, as a component of pea - *Fusarium solani* interactions. *Pl. Physiol. (Lancaster)* 66 : 205-211.
- HADWIGER L.A., BECKMANN J.M. and ADAMS H.J., 1981 — Localization of fungal components in the pea - *Fusarium* interaction detected immunochemically with anti-chitosan and anti-fungal cell-wall antisera. *Pl. Physiol. (Lancaster)* 67 : 170-175.
- HAHN M.G. and ALBERSHEIM P., 1978 — Host-pathogen interactions XIV. Isolation and partial characterization of an elicitor from yeast extract. *Pl. Physiol. (Lancaster)* 62 : 107.
- HAHN M.G., DARVILL A.G. and ALBERSHEIM P., 1981 — Host-pathogen interactions XIX. The endogenous elicitor, a fragment of a plant cell wall polysaccharide that elicits phytoalexin accumulation in soybeans. *Pl. Physiol. (Lancaster)* 68 : 1161-1169.
- HAHN M.G. and GRISEBACH H., 1983 — Cyclic AMP is not involved as a second messenger in the response of soybean to infection by *Phytophthora megasperma* f. sp. *glycinea*. *Z. Naturf.* 38c : 578-582.
- HAMDAN M.A.M.S. and DIXON R.A., 1987 — Fractionation and properties of elicitors of the phenylpropanoid pathway from culture filtrates of *Colletotrichum lindemuthianum*. *Physiol. & Molec. Pl. Pathol.* 31 : 91-103.
- HAMMERSCHMIDT R. and KUC J.A., 1982 — Lignification ■ a mechanism for induced systemic resistance in cucumber. *Physiol. Pl. Pathol.* 20 : 61-71.
- HARGREAVES J.A. and BAILEY J.A., 1978 — Phytoalexin production by hypocotyls of *Phaseolus vulgaris* in response to constitutive metabolites released by damaged bean cells. *Physiol. Pl. Pathol.* 13 : 89-100.
- HARGREAVES J.A. and SELBY C., 1978 — Phytoalexin formation in cell suspensions of *Phaseolus vulgaris* in response to an extract of bean hypocotyls. *Phytochemistry* 17 : 1099-1102.
- ISHIGURI Y., TOMIYAMA K., DOKE N., MURAI A., KATSUI N., YAGIHASHI F. and MASAMUNE T., 1978 — Induction of rishitin - metabolizing activity in potato tuber tissue disks by wounding and identification of rishitin metabolites. *Phytopathology* 68 : 720-725.
- KEEN N.T., PARTRIDGE J.E. and ZAKI A.I., 1972 — Pathogen-produced elicitor of ■ chemical defense mechanism in soybeans monogenically resistant to *Phytophthora megasperma* var. *sojae*. *Phytopathology* 62 : 768.
- KEEN N.T. and LEGRAND H., 1980 — Surface glycoproteins : evidence that they may function as the race specific phytoalexin elicitors of *Phytophthora megasperma* f. sp. *glycinea*. *Physiol. Pl. Pathol.* 17 : 175-192.
- KEEN N.T., 1982 — Specific recognition in gene-for-gene host-parasite systems. *Advances Pl. Pathol.* 1 : 35-82.
- KEEN N.T. and YOSHIKAWA M., 1983 — β 1,3 endoglucanase from soybean releases elicitor active carbohydrates from fungus cell walls. *Pl. Physiol. (Lancaster)* 71 : 460-465.
- KEEN N.T., YASHIKAWA M. and WANG M.C., 1983 — Phytoalexin elicitor activity of carbohydrates from *Phytophthora megasperma* f. sp. *glycinea* and other sources. *Pl. Physiol. (Lancaster)* 71 : 466-471.

- KÖHLE H., JEBLICK W., POTEN F., BLASCHEK W. and KAUSS H., 1985 — Chitosan-elicited callose synthesis in soybean cells as Ca^{++} -dependent process. *Pl. Physiol. (Lancaster)* 77 : 544-551.
- KUC J.A., 1982 a — The immunization of cucurbits against fungal, bacterial and viral diseases. In : ASADA Y., *Plant infection, the physiological and biochemical basis*. Tokyo, Jap. Sci. Soc. Press; Berlin, Springer Verlag : 137-155.
- KUC J.A., 1982 b — Plant immunization mechanisms and practical implications. In : WOOD R.K.S. & JANOS E.T., *Active defense mechanisms in plants*. New York, Plenum Press : 157-178.
- KUC J.A., 1982 c — Induced immunity to plant diseases. *Bioscience* 32 : 854-860.
- KURANTZ M.J. and OSMAN S.F., 1983 — Class distribution, fatty acid composition and elicitor activity of *Phytophthora infestans* mycelial lipids. *Physiol. Pl. Pathol.* 22 : 363-370.
- KUROSAKI F., TASHIRO N. and NISHI A., 1987a — Induction of chitinase and phenyl alanine ammonia-lyase in culture carrot cells treated with fungal (mycelial) walls. *Pl. Cell. Physiol.* 27 : 1587.
- KUROSAKI F., TSURUSAWA Y. and NISHI A., 1987 b — The elicitation of phytoalexin by Ca^{++} and cyclic AMP in carrot cells. *Phytochemistry* 26 : 1919-1923.
- LAWTON M.A., DIXON R.A., HAHLBROCK K. and LAMB C.J., 1983 — Rapid induction of the synthesis of phenylalanine ammonia-lyase and chalcone synthase in elicitor-treated plant cells. *Eur. J. Biochem.* 129 : 593-601.
- LAWTON M.A., DIXON R.A., HAHLBROCK K. and LAMB C.J., 1983 b — Elicitor induction of mRNA activity. Rapid effects of elicitor on phenylalanine ammonia-lyase and chalcone synthase mRNA activities in bean cells. *Eur. J. Biochem.* 130 : 131-139.
- LEE S.C. and WEST C.A., 1981 — Polygalacturonase from *Rhizopus stolonifer* is an elicitor of caseinase synthase activity in castor bean (*Ricinus communis*) seedlings. *Pl. Physiol. (Lancaster)* 67 : 633-639.
- LHOMME O., FABRE I., MAS P., BRUNETEAU M., MOLOT P.M., STARON T. et MICHEL G., 1986 — Mise en évidence et activité biologique chez *Capsicum annuum* (piment) d'un inducteur de résistance isolé du mycélium de *P. capsici* (mildiou). *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci., Sér. III*, 302 : 471-473.
- LYON G.D. and ALBERSHEIM P., 1982 — Host-pathogen interactions XXI - Extraction of a heat-labile elicitor of phytoalexin accumulation from frozen soybean stems. *Pl. Physiol. (Lancaster)* 70 : 406-409.
- MANSFIELD J.W., 1982 — The role of phytoalexins in disease resistance. In : BAILEY J.A. & MANSFIELD J.W., *Phytoalexins*. New York, Halsted Press : 253-288.
- MOLOT P.M., POCHARD E. et MAS P., 1985 — Le capsidiol conditionne-t-il la résistance du piment à *Phytophthora capsici* ? *Phytopathol. Medit.* 24 : 249-254.
- NOTHNAGEL E.A., Mc NEIL M., DELL A. and ALBERSHEIM P., 1983 — Host-pathogen interactions XXII. A galacturonic acid oligosaccharide from plant cell walls elicits phytoalexins. *Pl. Physiol. (Lancaster)* 71 : 916-926.
- PAXTON J.D., 1981 — Phytoalexins. A working redefinition. *Phytopathol. Z.* 101 : 106-109.
- PONCHET M., MARTIN-TANGUY J., ANDREOLI C. et MARTIN C., 1982 — Apparition de substances de type phénolamide lors de l'interaction *Dianthus caryophyllus* L. var. «Scania» - *Phytophthora parasitica* Dastur. *Agronomie* 2 : 37-44.
- PONCHET M., MARTIN-TANGUY J., MARAIS A. and POUPEP A., 1984 — Dianthramides A and B : two N-benzoylanthranilic acid derivatives from elicited tissues of *Dianthus caryophyllus*. *Phytochemistry* 23 : 1901-1903.

- RICCI P. and ROUSSE G., 1983 - Absence of induction of phytoalexins and resistance in carnation by the selective herbicide oxadiazon. *Acta Horticulturae* 141 : 103-113.
- RICCI P. et BRUNETEAU M., 1984 - Mécanismes biochimiques de la résistance induite dans les maladies causées par les *Phytophthora* (1ère Réunion du Groupe International de Travail sur les *Phytophthora* du Cacaoyer). Alliance des Pays Producteurs de Cacao (Lagos) : 132-156.
- RICCI P., 1986 - Étude des relations hôte-parasite dans l'interaction compatible entre *Dianthus caryophyllus* L. et *Phytophthora parasitica* Dastur. Nature et Intervention d'un mécanisme de défense élicitable. Thèse Doctorat État, Paris-Sud.
- ROBY D., TOPPAN A. and ESQUERRE-TUGAYE M.T., 1985 - Cell surfaces in plant-microorganism interaction. V. Elicitors of fungal and of plant origin trigger the synthesis of ethylene and of cell wall hydroxyproline-rich glycoproteins in plants. *Pl. Physiol. (Lancaster)* 77 : 700-704.
- ROBY D., GADELLE A. and TOPPAN A., 1987 - Chitin oligosaccharides as elicitors of chitinase activity in melon plant. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 143 : 885-892.
- SCHMIDT W.E. and EBEL J., 1987 - Specific binding of a fungal glucan phytoalexin elicitor to membrane fractions from soybean *Glycine max.* *Proc. Natl. Acad. U.S.A.* 84 : 4117-4121.
- SHARP J.K., VALENT B. and ALBERSHEIM P., 1984 a - Host-pathogen Interactions XXVI. Purification and partial characterization of a β -glucan fragment that elicits phytoalexin accumulation in soybean. *J. Biol. Chem.* 259 : 11312-11320.
- SHARP J.K., Mc NEIL M. and ALBERSHEIM P., 1984 b - Host-pathogen interactions XXVII. The primary structures of one elicitor-active and seven elicitor-inactive hexa (β -D-glucopyranosyl) glucitols isolated from the mycelial walls of *Phytophthora megasperma* f. sp. *glycinea*. *J. Biol. Chem.* 259 : 11321-11336.
- SHARP J.K., ALBERSHEIM P., OSSOWSKI P., PILOTTI A., GAREGG P. and LINDBERG B., 1984 c - Host-pathogen interactions XXVIII. Comparison of the structures and elicitor activities of a synthetic and a mycelial-wall-derived hexa (β -D-glucopyranosyl)-D-glucitol. *J. Biol. Chem.* 259 : 11341-11345.
- SMITH D.A., 1982 - Toxicity of phytoalexins. In : BAILEY J.A. & MANSFIELD J.W., *Phytoalexins*. New York, J. Wiley & Sons : 218-252.
- STAB M.R. and EBEL J., 1987 - Effects of Ca^{2+} on phytoalexin induction by fungal elicitor in soybean cell. *Arch. Biochem. Biophys.* 257 : 416-423.
- STOESSL A., 1965 - The antifungal factors in Barley. III. Isolation of p-coumarylagmatine. *Phytochemistry* 4 : 973-976.
- STOESSL A., 1967 - The antifungal factors in Barley. IV. Isolation, structure and synthesis of the hordatines. *Canad. J. Chem.* 45 : 1745-1760.
- STOESSL A., 1982 - Biosynthesis of phytoalexins. In : BAILEY J.A. & MANSFIELD J.W., *Phytoalexins*. New York, J. Wiley & Sons : 133-180.
- SWINBURNE T.R., 1975 - Microbial proteases as elicitors of benzoic acid accumulation in apples. *Phytopathol. Z.* 82 : 152-162.
- TOPPAN A., ROBY D. and ESQUERRE-TUGAYE M.T., 1982 - Cell surfaces in plant-microorganism interaction. III. *In vitro* effect of ethylene on hydroxyproline-rich glycoprotein accumulation in the cell wall of diseased plants. *Pl. Physiol. (Lancaster)* 70 : 82-86.
- TOPPAN A. and ESQUERRE-TUGAYE M.T., 1984 - Cell surfaces in plant-microorganism interaction. IV. Fungal glycopeptides which elicit the synthesis of ethylene in plants. *Pl. Physiol. (Lancaster)* 75 : 1133-1138.

- VAN ETTEN H.D., 1982 — Phytoalexin detoxification by monooxygenases and its importance for pathogenicity. In : ASADA Y., *Plant Infection*. Berlin, Springer Verlag : 315-327.
- WOODWARD J.R., KEANE P.J. et STONE B.A., 1980 — β -glucans and β -glucan hydrolases in plant pathogenesis with special reference to wilt-inducing toxins from *Phytophthora* species. In : STANFORD P.A. & MATSUDA K., *Fungal polysaccharides. Advances Chem. Ser. Amer. Chem. Soc.* 126 : 131-141.
- YOSHIKAWA M., 1978 — Diverses modes of action of biotic and abiotic phytoalexin elicitors. *Nature (London)* 275 : 546-547.
- YOSHIKAWA M., KEEN N.T. and WANG M.C., 1983 — A receptor on soybean membranes for a fungal elicitor of phytoalexin accumulation. *Pl. Physiol. (Lancaster)* 73 : 497-506.
- ZERINGUE H.J., 1987 — A possible relationship between phytoalexin production in the cotton leaf and a phytotoxic response. *Phytochemistry* 26 : 975.
- ZOOK M.N., RUSH J.S. and KUC J.A., 1987 — A role for Ca^{2+} in the elicitation of Rishitin and lubimin accumulation in potato tuber tissue. *Pl. Physiol. (Lancaster)* 84 : 520-525.